

Ed. J. Rita
*Taxonomía, Biogeografía y
Conservación de Pteridófitos*
Soc. Hist. Nat. Bal. - IME
Palma de Mallorca, 1990

EL PAPEL DE LA PALINOLOGÍA EN LOS ESTUDIOS ACTUALES SOBRE PTERIDÓFITOS

CARMEN PRADA

Departamento de Biología Vegetal I. Universidad Complutense. MADRID

Resumen.

Se comentan brevemente algunos aspectos relacionados con la forma, tamaño, estructura y ornamentación de las esporas de pteridófitos, destacando el interés que presentan desde el punto de vista biológico, taxonómico y filogenético.

Palabras clave: Pteridophyta, esporas.

Summary.

From a general point of view some features concerning shape, size, structure and ornamentation of pteridophytes' spores are treated, pointing out their biological, taxonomical and phylogenetic value.

Key words: Pteridophyta, spores.

INTRODUCCION.

Los caracteres relacionados con las esporas de pteridófitos no han sido tomados en consideración con fines taxonómicos hasta tiempos relativamente recientes (cf. BROWN, 1960); es a partir de la década de los 50 cuando los estudios palinológicos sobre pteridófitos empiezan a incrementarse, obteniéndose resultados cada vez más satisfactorios gracias al perfeccionamiento de los medios de observación. El uso del microscopio electrónico de barrido se ha generalizado para el estudio de la ornamentación de las esporas, y el microscopio electrónico de transmisión ha sido un instrumento imprescindible para conocer la génesis y ultraestructura de las paredes que integran la esporodermis.

Los caracteres esporales han servido también en ocasiones para establecer posibles relaciones filogenéticas entre táxones de diferentes rangos, y han permitido detectar anomalías en los procesos reproductivos de algunas especies, fundamentalmente en relación con la hibridación y apogamia.

En términos generales, cada especie de pteridófito presenta un esporotipo fijo, dentro de ciertos límites, y muchas veces característico hasta el punto de poder diferenciar las especies de algunos géneros utilizando casi exclusivamente los caracteres esporales.

Desde el punto de vista taxonómico, los caracteres más relevantes son los que se refieren a la forma, tamaño, estructura y ornamentación de las esporas.

FORMA.

En los pteridófitos se encuentran dos tipos básicos de esporas, unas con simetría radial (esporas triletas o tetraédricas), y otras con simetría bilateral (esporas monoletas). En ambos casos presentan una abertura única o lesura situada en la cara proximal, que en las esporas triletas es trirradiada, formada por tres brazos que convergen en el polo proximal, mientras que en las monoletas es linear. Estas dos formas se originan por la diferente orientación de los planos de división de la célula madre de las esporas y por la diferente disposición de las esporas en la tétrade.

Las esporas triletas son las más frecuentes en la mayor parte de las familias de pteridófitos y parecen corresponder al tipo más primitivo.

A estos dos tipos básicos hay que añadir las esporas esferoidales de *Equisetum*, que tienen la peculiaridad de poseer eláteres; inicialmente se pensó que eran aletas, pero LUGARDON (1975) indica que presentan una abertura casi circular próxima al punto de inserción de los eláteres, formada por el adelgazamiento a ese nivel de las dos capas del exosporio y con un obturador subapertural en forma de lente biconvexa, de la misma naturaleza que el exosporio.

Las esporas triletas pueden tener diversas formas; su contorno en vista polar (amb) varía de circular a más o menos triangular, con estados intermedios. NAYAR & DEVI (1966) ilustraron las posibles formas de estas esporas atendiendo al contorno, tanto en vista polar como ecuatorial. En las esporas monoletas se observan también formas variadas; NAYAR & DEVI (1964), intentando establecer una terminología precisa para las descripciones esporales, indicaron como formas más frecuentes de esporas monoletas las ovadas, oblongas y elípticas, refiriéndose al contorno en vista polar, y las plano-convexas o cóncavo-convexas, cuando se observan en vista ecuatorial longitudinal.

Un género dado tiene como carácter fijo el tipo de espора (monoleta o trileta), salvo en algunos casos como *Lindsaea*, *Gleichenia*, *Vittaria*, *Antrophyum* y *Loxogramme*, donde aparecen ambas formas, dependiendo de las especies (cf. TRYON & TRYON, 1982; WAGNER, 1985). En relación con el tipo de espора hay que señalar que en algunas especies se han detectado ocasionalmente, o con frecuencia, esporas monoletas entre las típicas triletas de la especie y a la inversa.

NAYAR & DEVI (1965) encontraron muchas esporas monoletas mezcladas con las triletas de *Ctenopteris brevivenosa*; en este mismo género WAGNER (1985) señala la presencia de esporas bilaterales, la mayoría monoletas, pero otras con una lesura trirradiada algo modificada. Así mismo, DEVI (1974) encontró que en plantas cultivadas de *Pteris longifolia* se formaban, junto con las esporas normales triletas, algunas monoletas; a lo largo de tres años consecutivos el porcentaje de esporas monoletas se fue incrementando, fenómeno que fue interpretado como una posible mutación inducida por el cultivo, que pone de manifiesto una tendencia evolutiva hacia la transformación de esporas triletas en monoletas.

En sentido inverso, CHANDRA (1973) observó gran número de esporas triletas mezcladas con las típicas monoletas de *Lastrea tenericaulis*, así como varias formas esporales intermedias; según este autor, la presencia de esporas triletas en esta especie, considerada como primitiva en la familia *Thelypteridaceae*, podría apoyar la hipótesis de una relación filogenética con *Cyatheaceae*. Estas alteraciones en el tipo de esporas que implican irregularidades en la forma general y en la lesura, se han encontrado con frecuencia en especies apógamas y en ciertos híbridos; WAGNER & al. (1986) describen algunos de los síntomas esporales y esporangiales por los que se pueden detectar híbridos interespecíficos, como son la aparición de esporangios pequeños y mal

desarrollados, esporas colapsadas o arrugadas, muy variables en la forma, a veces dobles y conectadas por un istmo, generalmente oscuras, con protoplastos diminutos o muy grandes y perisporio casi siempre muy desarrollado. Así mismo, resulta un carácter especialmente útil en muestras que ya han descargado las esporas, la aparición en los esporangios de los híbridos de depósitos de glóbulos de material oscuro cuyo color recuerda a la sustancia del perisporio.

En estos híbridos, aparentemente estériles debido a la meiosis irregular que origina esporas abortivas, se ha visto que la capacidad de germinación de esas esporas, en géneros como *Dryopteris* o *Asplenium*, puede resultar inesperadamente alta. WHITTIER & WAGNER (1971) realizaron un estudio detallado en un grupo de híbridos de *Dryopteris*, algunos de los cuales resultaron fértiles, posiblemente debido a la formación de esporas viables no reducidas. En estos casos es frecuente que los gametófitos originados sean capaces de producir esporófitos apógamos, y también puede ocurrir que se formen en ellos anteridios funcionales cuyos espermatozoides se ha comprobado que intervienen en el retrocruzamiento con uno de los parentales, proporcionando una interesante vía de formación de nuevos táxones (MORZENTI, 1962; GASTONY, 1986).

La formación de diplósporas por diversos mecanismos, tiene una gran importancia en la especiación de ciertos grupos de pteridófitos, particularmente en relación con los fenómenos de poliploidía y apogamia.

Finalmente, señalaremos que el fracaso en la formación de esporas viables no siempre se debe a la hibridación; KANAMORI (1969) y WAGNER & al. (1986) indican que puede haber factores genéticos, como la aparición de mutantes, que influyen en la formación de esporas abortivas, o bien, pueden ser factores ambientales como un cambio brusco de temperatura o un período extremadamente seco durante la esporogénesis, los que condicionen en una especie sexual normal la aparición de esporas abortivas.

TAMAÑO.

Habitualmente las esporas de una especie poseen dimensiones más o menos uniformes, y las medidas presentan una curva de distribución normal.

Al analizar la literatura disponible referente a las esporas de pteridófitos se observa que en muchas ocasiones los autores no especifican en qué posición consideran las esporas para efectuar las medidas, ni tampoco si en ellas incluyen o no el perisporio; la falta de método estandarizado en el medio de montaje y en la realización de las medidas ha planteado serias dificultades al comparar los datos ofrecidos por diferentes autores. Este problema ya fue puesto de manifiesto, entre otros, por LOVIS (1964) quien, al estudiar los tamaños esporales en el complejo europeo de *Asplenium trichomanes*, encontró un 30% de discrepancia entre sus datos y los aportados anteriormente por MEYER (1962).

A diferencia de lo que ocurre con el estudio del polen, la acetólisis no suele aplicarse a las esporas de helechos, salvo en algunos trabajos específicamente palinológicos, con el inconveniente de que en muchos casos el perisporio se destruye, se fragmenta o se desprende durante el proceso acetolítico. Las medidas de las esporas acetolizadas y no acetolizadas pueden variar; según indican NAYAR & DEVI (1964), en la familia *Aspidiaceae* la acetólisis provoca un incremento de tamaño en las esporas de algunas especies, siendo este incremento un carácter aparentemente específico determinado por la diferente estructura de las paredes esporales en cada especie. En otros grupos las medidas no se ven afectadas por el tratamiento.

El aumento de tamaño de las esporas en una especie dada o en un grupo de especies, puede estar en relación con dos situaciones, la poliploidía y la adaptación a ciertos medios ecológicos (WAGNER, 1974). En cuanto a la poliploidía, hay en la actualidad numerosas evidencias en diferentes géneros de que el tamaño esporal aumenta con el nivel de ploidía, si bien puede ocurrir que dos especies diploides de un mismo género tengan tamaños esporales muy diferentes, como se ha visto en *Dryopteris* (BRITTON, 1968); esto puede deberse a diversos factores entre los cuales BARRINGTON & al. (1986) mencionan la adaptación a la dispersión, razones nutricionales, o

factores ambientales, por lo que el tamaño esporal está determinado, al parecer, no sólo por el nivel de ploidía sino también por la biología reproductiva y el régimen ambiental de cada taxon.

No es frecuente que los datos de los tamaños esporales incluyan análisis estadísticos, que son particularmente útiles en los complejos poliploides, sobre todo cuando las diferencias morfológicas entre los táxones no son muy marcadas, como ocurre habitualmente con los autopoliploides y sus ancestros diploides. La aplicación de métodos estadísticos al estudio de tres complejos de especies pertenecientes a tres familias distintas de pteridófitos ha permitido concluir a BARRINGTON & al. (1986), entre otras cosas, que los tamaños esporales de los poliploides dependen del tamaño celular de los progenitores diploides y del nivel de ploidía.

Así mismo, sostienen que se puede predecir el tamaño esporal de un alotetraploide a partir de los tamaños conocidos de sus progenitores diploides, multiplicando la media de los dos volúmenes esporales por una constante que refleja el incremento en volumen o en dimensión lineal debido a la poliploidía, aceptando que la duplicación en el número de cromosomas provoca una duplicación del volumen celular.

En sentido inverso, en aquellos complejos en los que se conocen las dimensiones esporales de un tetraploide y de uno de sus progenitores diploides podría inferirse el tamaño esporal del diploide desconocido implicado en el origen de ese poliploide.

Los indicios que pueden proporcionar estos datos acerca de las posibles relaciones entre los miembros de un complejo de especies no son desdeñables, si se tiene en cuenta que son datos fáciles de obtener, accesibles cuando se estudia material de herbario y cuyo análisis puede conducir al planteamiento de hipótesis de trabajo mejor orientadas en aquellos complejos de especies aún no bien conocidos.

Al igual que ocurre con la forma, la presencia de esporas extremadamente variables en tamaño puede ser un síntoma de hibridación, e igualmente se ha comprobado que las especies apógamas son más irregulares que las sexuales.

En relación con los tamaños esporales señalaremos, por último, que en el género monotípico australiano *Platyzoma*, de esporas triletas, se encuentra habitualmente una distribución bimodal en los diámetros ecuatoriales de las esporas; las de menor tamaño, producidas en número de 32 por esporangio, originan gametófitos masculinos filamentosos, mientras que las más grandes (aproximadamente el doble que las anteriores), originan gametófitos espatulados que inicialmente son femeninos, si bien pueden llegar a producir anteridios en una fase más avanzada de su desarrollo. La incipiente heterosporia de este género, junto con la presencia de hojas trimórficas, sirvieron de base a TRYON & TRYON (1981) para situarlo en una tribu separada (*Platyzomateae*) dentro de la familia *Pteridaceae*; este tratamiento sistemático se ha visto reforzado con los resultados del estudio de flavonoides por WOLLENWEBER & al. (1987).

ESTRUCTURA.

El conocimiento de la génesis y estructura de las paredes esporales ha experimentado un avance considerable en los últimos veinte años, gracias a los trabajos de GULLVAG (1968), PETTITT (1971, 1979), ROBERT & al. (1973) y LUGARDON (1972, 1974, 1975), entre otros; este último autor ha estudiado detalladamente la ultraestructura de la esporodermis en especies representativas de todos los grupos de pteridófitos, aportando una terminología precisa para la descripción de las paredes esporales.

En síntesis, los resultados obtenidos hasta el momento permiten afirmar que, en general, las esporas de los pteridófitos tienen la esporodermis formada por tres paredes, exosporio, perisporio y endosporio.

El exosporio es la pared principal de la espora, acetorresistente, continua y con una diferenciación apertural en la cara proximal; es la pared que se organiza en primer lugar tras la meiosis, salvo en el caso de las micrósporas de algunas especies de *Selaginella* e *Isoetes* en las

que existe otra pared, el paraexosporio, más externa y cuya formación se inicia antes que la del exosporio y acaba simultáneamente.

Los estudios realizados en *Botrychium lunaria* por PETTITT (1979) revelan que la morfogénesis de esta pared lleva consigo la formación de varios depósitos distintos, el primero de los cuales se produce por actividad de la propia célula, al parecer mediante la incorporación y fusión de vesículas procedentes del aparato de Golgi, y los otros, por actividad del periplasmodio resultante de la degradación del tapete, que proporciona materiales para la elaboración de la pared esporal.

En la mayoría de los pteridófitos el exosporio es liso por tener un espesor constante, o puede estar muy débilmente ornamentado; los casos de exosporio fuertemente ornamentado se interpretan como indicio de mayor especialización. El perisporio es la pared más externa; en ciertos casos es acetoresistente mientras que en otros se destruye con la acetólisis o es afectado en mayor o menor medida. Es frecuente que se separe fácilmente de la espota, por completo o en fragmentos.

El término perisporio se aplicó en principio a la cubierta esporal más o menos desprendida del cuerpo de la espota, que tenía un aspecto semejante a un saco; es una pared extraordinariamente variable, a veces muy voluminosa, a veces muy tenue, lo que hace que en ocasiones pueda pasar desapercibida.

Al igual que el exosporio, el perisporio está formado por esporopolenina; la elaboración de esta pared comienza siempre después de que el exosporio ha terminado de organizarse y, en la mayor parte de los casos, es responsable de la ornamentación característica de cada especie. Parece ser general que el perisporio deriva directamente del periplasmodio.

GOMEZ & WALTER (1980) detectaron en algunos especímenes de *Macroglossum alidae* la presencia de un tipo de esporas especiales mezcladas con las normales de la especie; tales esporas, a las que denominaron angiosporas, tenían un aspecto semejante a las normales, pero estaban encerradas en una pared externa de iguales características morfológicas que el perisporio, dando la impresión de que éste era doble. El mismo fenómeno lo han observado en *Botrychium* pero aún no se conoce su significado biológico ni si las angiosporas pueden aparecer en helechos leptosporangios.

El endosporio es una pared de poco espesor y se destruye con la acetólisis, por ser de naturaleza celulósica. Está presente sólo en las esporas maduras de algunos pteridófitos y concretamente en las filicneas, esta pared no se forma hasta las primeras fases de la germinación esporal, por lo que las esporas maduras de este grupo no poseen ninguna pared organizada entre el exosporio y el citoplasma de la espota. En *Ophioglossales*, *Osmundales*, *Hymenophyllaceae* y *Psilotales* se ha observado (LUGARDON, 1975) la presencia de una pared infraexosporal, el pseudo-endosporio, que ocupa el lugar del endosporio pero que no tiene la función de éste en el momento de la germinación.

Los trabajos de LUGARDON (1974, 1975) han puesto de manifiesto que los datos que proporciona la ultraestructura de las paredes esporales tienen un valor considerable desde el punto de vista filogenético, y su ontogenia puede ser, en algunos grupos de especies, un indicador más fiable de las relaciones sistemáticas entre especies que la propia ornamentación de la espota (RANKER, 1989).

ORNAMENTACION.

Entendemos por ornamentación el conjunto de los elementos esculturales que recubren la parte externa de la espota. Actualmente se dispone de datos precisos en un elevado número de géneros de pteridófitos gracias al empleo generalizado del microscopio electrónico de barrido. Como ya se ha señalado, la ornamentación de las esporas está determinada, en la mayor parte de los casos, por el perisporio.

En condiciones normales, cada especie tiene una ornamentación peculiar, y las variaciones

en el espesor y relieve superficial que se encuentra a veces en una muestra dada hay que atribuir las, generalmente, a que representan diferentes estados en la maduración del perisporio.

En algunos casos se han señalado diferencias en la ornamentación de las esporas de ciertas especies. HILL (1979) encontró en diferentes especímenes de *Anemia oblongifolia* (subgen. *Anemia*) dos ornamentaciones esporales distintas, una de ellas más próxima a la que poseen las especies incluidas en el subgen. *Coptophyllum*; esta variación en la ornamentación esporal, junto con algunas diferencias en los caracteres vegetativos de las plantas, hacen suponer al autor que se trata de un complejo en el que posiblemente hay más de una especie. Una situación semejante comentan PRADA & al. (1990) en *Asplenium serra*, indicando que es necesario revisar un mayor número de muestras de este grupo para explicar adecuadamente el fenómeno.

TRYON (1971) en su estudio sobre *Thelypteris palustris* observó también gran variabilidad en la ornamentación esporal de esta especie, lo que fue atribuido a las adaptaciones estructurales de las esporas a las diferentes condiciones ecológicas o climáticas a lo largo del amplio rango geográfico de este taxon.

Igualmente, HICKEY (1986), refiriéndose a la ornamentación de las megásporas de las especies neotropicales de *Isoetes*, menciona ciertos casos de polimorfismo infraespecífico, algunos de los cuales representan una variación clinal debida a factores geográficos o ecológicos mientras que otros, más difíciles de interpretar, suponen una variación en poblaciones individuales, en una misma planta o incluso en un mismo megasporangio.

Estas observaciones subrayan la necesidad de efectuar estudios palinológicos detallados de cada taxon a partir del análisis de gran número de poblaciones en diferentes puntos de su área de distribución, a fin de precisar los límites de variación esporal que pueden presentar las distintas especies.

Los tipos de ornamentación que aparecen en el conjunto de los pteridófitos son enormemente variados y, en ciertos casos, resulta difícil su descripción, no sólo por la complejidad que pueden presentar, sino también por la aún escasa terminología disponible, que en su mayor parte está tomada de la que se aplica al polen. En este sentido, hay que alabar el esfuerzo de síntesis que suponen trabajos como el de FERRANINI & al. (1986), quienes aportan un glosario de términos palinológicos referentes a esporas de pteridófitos que, sin duda, resulta de gran utilidad. Las características de la ornamentación del perisporio se utilizan habitualmente con fines taxonómicos; son numerosos los ejemplos en los que se comprueba la validez de estos caracteres para diferenciar especies dentro de un género y para evidenciar las afinidades de los géneros dentro de una familia. Así mismo, han servido para apoyar la ubicación de algunos géneros en familias diferentes a las que tradicionalmente estaban asignados, como es el caso del género *Cosentinia*, recientemente segregado de la familia *Sinopteridaceae*, debido fundamentalmente a que presenta una morfología esporal más próxima a la de *Hemionitidaceae*, en la que actualmente se incluye (PICI SERMOLLI, 1985).

De todo lo anterior se puede concluir que los datos obtenidos del estudio palinológico en pteridófitos suponen una aportación muy apreciable, tanto desde el punto de vista taxonómico como filogenético, por lo que el interés creciente que este tipo de estudios ha suscitado entre los pteridólogos está, a nuestro juicio, plenamente justificado.

BIBLIOGRAFIA.

- BARRINGTON, D. S., PARIS, C. A. & RANKER, T. A. (1986). Systematic inferences from spore and stomate size in the ferns. *Amer. Fern J.*, 76 (3): 149-159.
- BRITTON, D. M. (1968). The spores of four species of spinulose wood ferns (*Dryopteris*) in eastern North America. *Rhodora*, 70: 340-347.
- BROWN, C. A. (1960). What is the role of spores in fern taxonomy?. *Amer. Fern J.*, 50 (1): 6-14.
- CHANDRA, P. (1973). Tetrahedral spores in another species of *Lastrea*. *Amer. Fern J.*, 63 (1): 9-11.
- DEVI, S. (1974). On the occurrence of bilateral spores in cultivated *Pteris longifolia* L. *Grana*

Palynol., 14: 1-3.

FERRARINI, E., CIAMPOLINI, F., PICHI SERMOLLI, R. E. G. & MARCHETTI, D. (1986). Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae. *Webbia*, 40 (1): 1-202.

GASTONY, G. J. (1986). Electrophoretic evidence for the origin of fern species by unreduced spores. *Amer. J. Bot.*, 73 (11): 1563-1569.

GOMEZ, L. D. & WALTER, K. S. (1980). A double spore wall in *Macroglossum*. *Amer. Fern J.*, 70 (2): 45-46.

GULLVAG, B. M. (1968). On the fine structure of the spores of *Equisetum fluviatile* var. *verticillatum* studied in the quiescent, germinated and non-viable state. *Grana Palynol.*, 8 (1): 24-69.

HICKEY, R. J. (1986). Isoetes megaspore surface morphology: nomenclature, variation and systematic importance. *Amer. Fern J.*, 76 (1): 1-16.

HILL, S. R. (1979). Spore morphology of *Anemia* subgenus *Anemia*. *Amer. Fern J.*, 69 (3): 71-79.

KANAMORI, K. (1969). Studies on the sterility and size variation of spores in some species of Japanese Dryopteris. *J. Jap. Bot.*, 44: 207-217.

LOVIS, J. D. (1964). The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *Brit. Fern Gaz.*, 9 (5): 147-160.

LUGARDON, B. (1972). La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinaes isosporées. I. Generalités. Eusporangiées et Osmundales. *Pollen et Spores*, 14 (3): 227-261.

LUGARDON, B. (1974). La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinaes isosporées. II. Filicales. Commentaires. *Pollen et Spores*, 16 (2): 161-226.

LUGARDON, B. (1975). Sur le sporoderme des isosporées et microspores des Ptéridophytes, et sur la terminologie appliquée à ses parois. *Soc. Bot. Fr.*, Coll. Palynologie, 155-167.

MEYER, D.E. (1962). Zur zytologie der Asplenien Mitteleuropas. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 74: 449-461

MORZENTI, V. M. (1962). A first report on pseudomeiotic sporogenesis, a type of spore reproduction by which "sterile" ferns produce gametophytes. *Amer. Fern J.*, 52 (2): 69-78.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1964). Spore morphology of Indian ferns. I. Aspidiaceae. *Grana Palynol.*, 5 (1): 80-120.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1965). Spore morphology of Indian ferns. *Grana Palynol.*, 6 (1): 121-127.

NAYAR, B. K. & DEVI, S. (1966). Spore morphology of the Pteridaceae. I. The Pteridoid ferns. *Grana Palynol.*, 6 (3): 476-502.

PETTITT, J. M. (1971). Some ultrastructural aspects of sporoderm formation in Pteridophytes. In G. ERDMAN & P. SORSA (Eds.), *Pollen and Spore Morphology/Plant Taxonomy*, pp. 227-251. Almquist and Wiksell. Stockholm

PETTITT, J. M. (1979). Ultrastructure and Cytochemistry of spore wall morphogenesis. In A. F. DYER (Ed.), *The experimental Biology of ferns*, pp. 213-252. *Internat. Series Monogr.*, 14. Univ. Sussex. England.

PICHI SERMOLLI, R. E. G. (1985). The fern genus *Cosentinia* Todaro. *Webbia*, 39 (1): 179-189.

PRADA, C., PANGUA, E., BLANCO, P., CUBAS, P. & PARDO, C. (1990). Las Aspleniaceas de los herbarios de Mutis e Isern. *Anales Jard. Bot. Madrid*, 46 (2) (en prensa).

RANKER, T. A. (1989). Spore morphology and generic delimitation of New World Hemionitis, *Gymnopteris* and *Bommeria* (Adiantaceae). *Amer. J. Bot.*, 76 (2): 297-306.

ROBERT, D., ROLAND-HEYDACKER, F., DENIZOT, J., LAROCHE, J., FOUGEROUX, P. & DAVIGNON, L. (1973). Étude de la paroi siliceuse chez la mégaspore d'*Isoetes setacea* Delille. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276: 2521-2524.

TRYON, A. F. (1971). Structure and variation in spores of *Thelypteris palustris*. *Rhodora*, 73: 444-460.

TRYON, R. & TRYON, A. (1981). Taxonomic and nomenclatural notes on ferns. *Rhodora*, 83: 133-137.

TRYON, R. & TRYON, A. (1982). *Ferns and allied plants*. Springer-Verlag. New York.

WAGNER, F. S. (1985). Bilateral spores in New World Grammitid ferns. *Amer. Fern J.*, 75 (1):

6-11.

WAGNER, W. H. (1974). Structure of spores in relation to fern phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61: 332-353.

WAGNER, W.H., WAGNER, F. S. & TAYLOR, W. C. (1986). Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. *Amer. Fern J.*, 76 (3): 129-140.

WHITTIER, D. P. & WAGNER, W. H. (1971). The variation in spore size and germination in *Dryopteris* taxa. *Amer. Fern J.*, 61 (3): 123-127.

WOLLENWEBER, E., SCHEELE, C. & TRYON, A. (1987). Flavonoids and spores of *Platyzoma microphyllum*, an endemic fern of Australia. *Amer. Fern J.*, 77 (1): 28-32.